УДК 574.4

МІКОРИЗНІ ЯВИЩА У ВІЛЬХИ ЧОРНОЇ

О.О. Дідур

Дніпропетровський національний університет

Рассмотрены литературные сведения относительно образования на корнях ольхи черной симбиоза с актиномицетом. Оценены масштабы накопления в ольховых лесах Присамарья Днепровского желваков из клубеньков с азотфиксирующими микроорганизмами.

Ольха черная, симбиоз, азотфиксирующая способность

ВСТУП

Характерною рисою вільхових лісів є утворення на корінняхвільхи особливих наростів-бульбочок, що здатні за допомогою наявних у них мікроорганізмів засвоювати з повітря вільний нітроген. Бульбочки на коріннях виявлені у 33 видів вільхи, тобто ця властивість характерна для всього роду [12, 16].

Копалини *Betuloideae* (*Betula* й *Alnus*) датують сантонським верхнім крейдяним періодом (70–80 млн. років тому), передуючи появу *Coryloideae* (*Corylus*, *Carpinus*, *Ostrya*, *Ostryopsis*) – 60 млн. років тому [19, 20]. Викопні докази з північно-західної Америки свідчать, що підрід *Gymnothyrsus*, представлений властиво *Alnus*, диференціював і був розповсюджений у Новому Світі вже протягом міоцену (5–25 млн. років тому) [36].

Як найбільш імовірний центр походження вільхи розглядається північно-східна Азія, що відповідає сучасній території Японії й північно-східного Китаю, для якої характерна найвища видова насиченість цього роду [31].

Здатність утворювати бульбочки у вільхи виникла давно. Так, за даними спорово-пилкового аналізу, вільха була широко поширена в деяких районах Якутії в третинний геологічний період (1–70 млн. років тому). Саме в третинних відкладах на території Якутії й були виявлені копалини бульбочок вільхи [5].

Ґрунтовне вивчення природи бульбочок було почато відносно недавно. Сучасні літературні матеріали дозволяють укласти, що в деревної рослинності бульбочки в більшості випадків утворюються актиноміцетами, що фіксують з повітря нітроген, а в трав’янистої – бактеріями.

Вивчення мікробів-симбіонтів ускладнювалося раніше тим, що їх надзвичайно важко було виділити в чисту культуру. Після тривалої роботи мікробіологам удалося розробити спеціальну методику виділення мікроба-симбіонта. Виявилося, що їм є нітрогенфіксуючий актиноміцет із роду *Frankia* [22, 25, 26, 29, 30, 33]. Це аеробний організм із септованим міцелієм, що утворює спорангії. Тому мікоризу вільхи можна називати «*актиноризою*» – симбіотичне утворення актиноміцету з рослиною [17, 18, 23, 32, 34, 35 та ін.].

Установлено, що при симбіозі з рослинами ефективність фіксації нітрогену в *Frankia* більша, ніж у бульбочкових бактерій бобових рослин. Крім вільхи ці актиноміцети викликають утворення бульбочок у таких небобових дводольних як лох, обліпиха, восковник (*Myrica*) тощо [8, 9, 28].

Фіксований азот у бульбочках вільхи накопичується у вигляді глутамінової кислоти, цитруліну, глутаміну, аланіну й аміномасляної кислоти. Основною транспортною формою азоту, що надходить із бульбочок у рослину, є цитрулін [1].

У листі вільхи міститься близько 3 % нітрогену, що значно більше, ніж у будь-якої іншої породи, чим і визначається цінність листяного опаду вільхи, що прискорює біологічний кругообіг речовин. Уміст нітрогену в ґрунті під вільхою чорної, як правило, на 30–50 % вище, ніж під березою, сосною й вербою [4].

Таким чином, листяний опад і бульбочки поповнюють запаси нітрогену в ґрунті, змінюють його хімізм, позитивно впливаючи на ріст інших порід-компонентів вільхового біогеоценозу. Наприклад, у ясенево-вільхових насадженнях ясен росте краще, а його листя й корінці містять нітрогену більше, ніж у чистих деревостанах [4]. Позитивний вплив вільхи чорної на розвиток супутніх порід установили й інші вітчизняні й закордонні дослідники.

За оцінкою Г.І. Редька [13] за вегетаційний період 1 га вільшняка зв’язує 300–900 кг атмосферного нітрогену. Саме тому вільху чорну (клейку) використовують як породу, що поліпшує якість ґрунту.

Установлено, що в Глес’є Бей (Аляска) під заростями вільхи накопичувалося азоту в середньому 61,6 кг/га, що створювало сприятливі умови для росту ялини ситхінської, що замінила вільху [21]. Сучасні дослідження Джеймса Хелфілда і Роберта Неймана [24] показали, що на

Алясці у вільхових лісах у ґрунті може накопичуватися до 156–164 кг/га нітрогену. У вільхових лісах, утворених *Alnus incana* spp. *rugosa* (гори Адірондак, північ шт. Нью-Йорк, США) фіксується за рік 37–43 кг/га азоту [27]. Зростає інтерес до нітрогенфіксуючої здатності вільхи червоної в лісах на Тихоокеанському узбережжі північного-заходу США. Цінність методу введення вільхи в плантації хвойних дерев для поліпшення росту останніх уже давно визнана європейцями, практикується також й у Японії [6].

Виходячи з вищенаведеного, метою даної роботи є ознайомлення за літературними джерелами із сучасними уявленнями щодо утворення мікоризи на коренях вільхи, а також за власними спостереженнями, оцінювання масштабів накопичення у вільхових лісах, розташованих на території Присамар'я Дніпровського, жовен із бульбочок із нітрогенфіксуючими мікроорганізмами.

УМОВИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

В основу роботи були покладено вчення В.М. Сукачова [14] про біогеоценоз, типологію природних лісів степової зони О.Л. Бельгарда [2, 3]. У роботі враховувалися методичні рекомендації, наведені в «Программе и методике биогеоценологических исследований» [11].

Об'єкт досліджень – природні чорновільхові біогеоценози головного моніторинґового профілю Присамарського міжнародного біосферного стаціонару (Дніпропетровська обл., Новомосковський р-н, с. Андріївка).

Збір польового матеріалу проведений у вересні 2005 р. у складі Комплексної екологічної експедиції Дніпропетровського національного університету з вивчення лісів степової зони України згідно з науково-дослідними планами НДІ біології Дніпропетровського національного університету (д/б № 3–038–03 (№ 0103U000557)). Досліджували утворення мікоризи у короткозаплавному ольсі із сирим великотрав'ям і березовому ольсі із сирим великотрав'ям на арені. Облік жовен проведений навколо дерев вільхи. Відбір зразків проводили на площі 1 $м^2$ з верхнього 15-сантиметрового шару ґрунту. Така глибина відбору відповідає природному розміщенню жовен на коренях вільхи чорної, оскільки нижчі шари ґрунту дуже щільні і тверді, і в них жовна не спостерігалися зовсім.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

Лісорослинні умови існування вільшняків, їх зволоження та близькість ґрунтової води і її мінералізованість, флористичний склад, який обумовлює алелопатичні ефекти, біохімічна активність ґрунту ольсів – усе це й інше спричинює різне за масштабами накопичення жовен на корінцях вільхи клейкої.

Відомо, що вільхові лісові екосистеми (вільшняки, вільшаники, або ольси) займають майже 3,9 % (237 тис. га) площі земель лісового фонду України. Із просуванням на південь збільшується вплив зональних степових факторів, спостерігається явище географічної та екологічної невідповідності (за О.Л. Бельгардом), а відносна частка вільшняків у складі заплавних і байрачних лісів різко скорочується. У таких умовах посилюється значення «домінування екологічної функції лісу над сировинною» [10].

У степовій зоні в умовах дефіциту вологи гігротоп є головним фактором, що лімітує і зумовлює розвиток лісового біогеоценозу [15]. Вільхові ліси формуються, як правило, по мікрозниженнях притерасся – на стику заплави і піщаної тераси, а також по балках на плакорі. Такі позиції є оптимальними для їх існування, оскільки головний лімітуючий фактор для умов степової зони – вода – спостерігається у надлишку.

У досліджених нами вільхових біогеоценозах режим рівня залягання ґрунтових вод коливається в межах від 0 (ольси притерасної заплави) до 1,1 м (ольси на арені) від денної поверхні. Досліджувані води є прісними. Мінімальні значення мінералізації характерні для ґрунтових вод аренних місцеіснувань, а максимальні та середні для короткозаплавних ольсів із сирим великотрав’ям.

Установлено, що верхні біогеогоризонти ґрунту вільхових екосистем мають значну кількість нерозкладеної органічної речовини. Вони сильно гумусовані, пухкі та розсипчасті. Нижні шари дуже щільні, мають брилисту структуру або вони зовсім безструктурні. Це зумовлює високу еколого-біохімічну активність біоти саме у верхніх шарах ґрунту.

Флористичне ядро вільшаників утворюють 8 видів зі 100%-вою константністю. Це такі види: *Alnus glutinosa* (L.) P. Gaertn., *Humulus lupulus* L., *Stachys palustris* L., *Salix cinerea* L., *Solanum dulcamara* L., *Ulmus laevis* Pall., *Urtica dioica* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.

Екологічний спектр флори досить різноманітний. До нього входять типові болотні і водно-болотні види. Значну групу складають лісові мезофіти. Більшість видів – мегатрофи.

Природні спостереження показали, що за величиною бульбочки можуть бути дуже невеликі – зі шпилькову голівку, але іноді й досягають більших розмірів (до 8 см у діаметрі й більше) (рис. 1), за формою вони – ди- і трихотомічно розгалужені, здеревілі, коралоподібні (рис. 2). Нами були виявлені як живі, так і напіврозкладені жовна.

Для того, щоб розрахувати масу бульбочок, що доводиться на 1 м^2 лісу, нами були із ґрунтів різних типів вільхових біогеоценозів вилучені бульбочки й доведені до повітряно-сухого стану. Результати визначення наведені в табл.



Рисунок 1 – Кулясті скупчення бульбочок у вільхи чорної

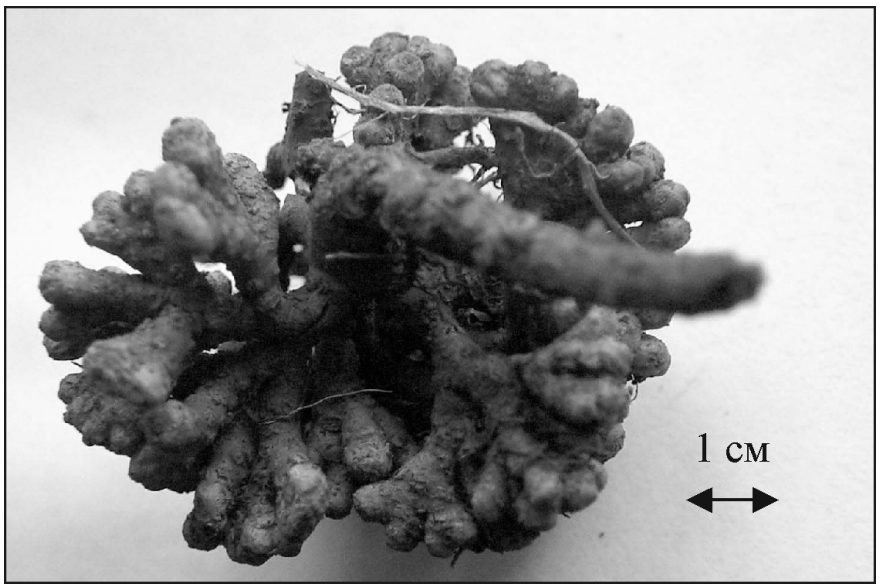


Рисунок 2 – Коралоподібна форма бульбочок на коріннях у вільхи чорної

Установлено, що в середньому на 1 м^2 ґрунту короткозаплавного ольсу із сирим великотрав'ям припадає 53,5 г повітряно-сухої маси жовен, а на 1 м^2 ґрунту березового ольсу із сирим великотрав'ям на арені – лише 22,2 г. Якщо ці дані перевести на площу 1 га, одержимо наступну картину. Маса жовен вільхи в повітряно-сухому стані в ґрунтах короткозаплавного ольсу із сирим великотрав'ям у середньому досягає 535 кг/га, а в ґрунтах березового ольсу із сирим великотрав'ям на арені – 222 кг/га.

Отримані нами дані добре узгоджуються з даними по масі жовен, наведені М.Т. Гончаром для території Полісся [4]. Вагові відмінності порозуміваються умовами зволоження, характерними для вивчених ольсів.

Таблиця – Маса бульбочок на коренях вільхи чорної, г на 1 м^2

Короткозаплавний ольс із сирим великотрав'ям		Березовий ольс із сирим великотрав'ям на арені	
сира маса	повітряно-суха маса	сира маса	повітряно-суха маса
140,3	73,6	34,5	22,6
116,4	54,9	33,4	23,2
63,7	32,0	31,7	20,7

Наведені у статті дані є даними дисертаційного дослідження автора. У подальшому планується розширити україномовну інформаційну базу відносно історичного походження вільхи, сучасних світових наукових здобутків щодо її аут- та синекології.

ВИСНОВКИ

1. Незважаючи на явну географічну та відносну екологічну невідповідність, в умовах південного сходу України виникли і існують своєрідні типи байрачних і заплавних лісів – вільхові. Вони є важливою ланкою біогеоценотичного покриву й осередком біорізноманіття Степів.
2. Визначено долю участі в біогеоценотичних процесах у різних типах ольсів мікоризи на коренях вільхи клейкої. З'ясовано, що у вільхових біогеооценозах на арені й у заплаві р. Самари накопичується від 222 до 535 кг/га симбіотичних бульбочок.

ЛІТЕРАТУРА:

1. *Асеева К.Б. Аминокислотный состав клубеньков ольхи, фасоли, люпина / К.Б. Асеева, З.Г. Евстигнеева, В.Л. Кротович // Докл. АН СССР. – 1966. – Т. 169, № 2. – С. 463–465.*
2. *Бельгард А.Л. Лесная растительность юго-востока Украины. – К.: КГУ, 1950. – 264 с.*
3. *Бельгард А.Л. Степное лесоведение. – М.: Лесн. пром-сть, 1971. – 336 с.*
4. *Гончар М.Т. Лесные фитоценозы: повышение продуктивности и охрана. – Л.: Выща шк., 1983. – 168 с.*
5. *Караваев М.Н. Азотфиксирующие клубеньки на корнях ископаемой ольхи (Alnus sp.) // Ботан. журн. – 1959. – Т. XLIV. – С. 1000–1001.*
6. *Крамер Пол Д., Козловский Теодор Т. Физиология древесных растений // http://www.bonsai.ru/dendro/physiology8.html.*
7. *Мельникова С.В. Толерантность в мире растений, или Симбиоз по-новому // http://bio.1september.ru/article.php?ID=200204701.*
8. *Мишустин Е.Н., Емцев В.Т. Микробиология. – М.: Агропромиздат, 1987. – 368 с.*
9. *Определитель бактерий Берджи: в 2 т. / Под ред. Дж. Хоулта, Н. Крига, П. Снита и др. – М.: Мир, 1997. – Т. 2. – 800 с.*
10. *Парпан В.І. Екологічні засади класифікації лісів України з врахуванням їх цільового призначення / В.І. Парпан, М В. Чернявський, В.М. Ільчук // Екологія та ноосферологія. – 1997. – Т. 3, № 1–2. – С. 16–24.*
11. *Программа и методика биогеоценологических исследований. – М.: Наука, 1974. – 401 с.*
12. *Работнов Т.А. Фитоценология. – М.: МГУ, 1978. – 384 с.*
13. *Редько Г.И. Биология и культура тополей. – Ленинград: ЛГУ, 1975. – 174 с.*
14. *Сукачев В. Н. Основы лесной биогеоценологии. – М.: Наука, 1964. – 561 с.*
15. *Травлеев Л.П. Материалы по изучению режима грунтовых вод Присамарья // Вопросы степного лесоведения и охраны природы. – Д.: ДГУ, 1975. – С. 51–62.*
16. *Щепотьев Ф.Л. Дендрология. – К.: Вища шк., 1990. – 287 с.*
17. *Benson D.R., Silvester W.B. Biology of Frankia strains, actinomycete symbionts of actinorhizal plants // Microbiol. Rev. – 1993. – 57. – P. 297–319.*

18. *Chauhan V.S., Misra A.K. Development of molecular markers for screening of Alnus nepalensis (D. Don) genotypes for the nitrogenase activity of actinorhizal root nodules // Mol. Genet Genomics. – 2002. – 267. – P. 303–312.*
19. *Crane P.R. Betulaceous leaves and fruits from the British Upper Paleocene // Bot. J. Linn. Soc. – 1981. – 83. – P. 103–136.*
20. *Crane P.R. Early fossil history and evolution of the Betulaceae / Eds. P.R. Crane and S. Blackmore // Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelidae. 'Higher' Hamamelidae. – Clarendon, Oxford, United Kingdom, 1989. – Vol. 2. – P. 87–116.*
21. *Crocker R.L., Major J. Soil development in relation to vegetation and surface age at Glacier Bay, Alaska // J. Ecol. – 1955. – 43. – P. 427–448.*
22. *Hurd T.M. Symbiotic N_2 fixation by Alnus incana ssp. rugosa in shrub wetlands of the Adirondack Mountains of New York, USA / T.M. Hurd, D.J. Raynal, C.R. Schwintzter // Oecologia. – 2001. – 126. – P. 94–103.*
23. *Isolation of infective and effective Frankia strains from root nodules of Alnus acuminata (Betulaceae) / M. Carú, A. Becerra, D. Sepúlveda and A. Cabello // World Journal of Microbiology & Biotechnology. – 2000. – 16. – P. 647–651.*
24. *James M. Helfield Salmon and alder as nitrogen sources to riparian forests in a boreal Alaskan watershed / James M. Helfield, Robert J. Naiman // Oecologia. – 2002. – 133. – P. 573–582.*
25. *Kari Taulavuori A simple method to visualize the mechanism why Alnus glutinosa remains green during autumn colouration of Sorbus aucuparia // Trees. – 2006. – 20. – P. 28–33.*
26. *Kerstin Huss-Danell River and lake sediments as sources of infective Frankia (Alnus) / Kerstin Huss-Danell, Daniel Uliassi and Ingemar Renberg // Plant and Soil. – 1997. – 197. – P. 35–39.*
27. *Kiernan B. D. Abundance of Alnus incana ssp. rugosa in Adirondack Mountain shrub wetlands and its influence on inorganic nitrogen / B.D. Kiernan, T.M. Hurd, D.J. Raynal // Environmental Pollution. – 2003. – 123. – P. 347–354.*
28. *Molecular phylogeny of the genus Frankia and related genera and emendation of the family Frankiaceae / P. Normand, S. Orso, B. Cournoyer et al. // Int. J. Syst. Bacteriol. – 1996. – Vol. 46, № 1. – P. 1–8.*

29. *Molecular phylogeny of Alnus (Betulaceae), inferred from nuclear ribosomal DNA ITS sequences / Elisabeth Navarro, Jean Bousquet, Andr´e Moiroud, Antonio Munive, Dominique Piou & Philippe Normand // Plant and Soil. – 2003. – 254. – P. 207–217.*
30. *Monzón A. and Azcón R. Growth responses and N and P use efficiency of three Alnus species as affected by arbuscular-mycorrhizal colonisation // Plant Growth Regulation. – 2001. – 35. – P. 97–104.*
31. *Murai S. Phytotaxonomical and geobotanical studies on genus Alnus in Japan (III). Taxonomy of whole world species and distribution of each section // Bull. Gov. For. Exp. Sta. (Tokyo, Japan). – 1964. – 171. – P. 1–107.*
32. *Pritsch K. Morphological and anatomical characterisation Alnus glutinosa (L.) Gaertn. ectomycorrhizas / K. Pritsch, J. C. Munch, F. Buscot // Mycorrhiza. – 1997. – 7. – P. 201–216.*
33. *Rajani Varghese Evolutionary implications of nucleotide sequence relatedness between Alnus nepalensis and Alnus glutinosa and also between corresponding Frankia microsymbionts / Rajani Varghese, Vineeta Singh Chauhan & Arvind Kumar Misra // Plant and Soil. – 2003. – 254. – P. 219–227.*
34. *Sucrose synthase and enolase expression in actinorhizal nodules of Alnus glutinosa: comparison with legume nodules / Marijke van Ghelue, Ana Ribeiro, Bjørn Solheim et al. // Mol. Gen. Genet. – 1996. – 250. – P. 437–446.*
35. *Tripartite associations in an alder: effects of Frankia and Alpova diplophloeus on the growth, nitrogen fixation and mineral acquisition of Alnus tenuifolia / Takashi Yamanaka, Ching-Y. Li, Bernard T. Bormann & Hiroaki Okabe // Plant and Soil. – 2003. – 254. – P. 179–186.*
36. *Wolfe J. Neogene floristic and vegetational history of the Pacific Northwest // Madroño. – 1969. – 20. – P. 83–110.*

MYCORRHIZAL APPARITIONS ON THE BLACK ALDER

O.O. Didur

Books knowledge referring to a question of black alder trees roots and ray fungus symbiosis formation was analysed closely. Level of knobs accumulation by a trees of Prisamarye Dneprovskoe forest was estimated. Considered knobs were formed by a nodules with nitrogen-fixing organisms.

УДК 574.4
Дідур О.О. Мікоризні явища у вільхи чорної // Питання біоіндикації та екології. – Запоріжжя: ЗНУ, 2008. – Вип. 13, № 2. – С. 53–62.

Розглянуто літературні відомості щодо утворення на коренях вільхи чорної симбіозу з актиноміцетом. Оцінено масштаби накопичення у вільхових лісах Присамар'я Дніпровського жовен із бульбочок з нітрогенфіксуючими мікроорганізмами.

Бібл. 36. Табл. 1. Рис. 2.